4. Über die Temporalregion des Schildkrötenschädels.

Von

Otto Zdansky.

Vorwort.

Die vorliegende kleine Studie wurde im Frühjahre 1920 in Wien am paläobiologischen Institute unter der Leitung Prof. O. ABEL's begonnen; er war es, der mich auf das Problem aufmerksam machte und mir im Beginn der Untersuchungen mit Rat und Tat beistand. Im Sommer desselben Jahres fand die Arbeit in Upsala am paläontologischen Institute bei Prof. C. WIMAN ihre Fortsetzung. Hauptsächlich seinem regen Interesse und seiner tatkräftigen Hilfe habe ich es zu verdanken, dass ich durch das Entgegenkommen der Hrn. Prof. E. LÖNNBERG, vom Riksmuseum in Stockholm, und Prof. A. WIRÉN, Vorstand des zoologischen Universitätsinstitutes in Upsala, die Schädel einiger selteneren Arten zwecks Untersuchung der Kaumuskulatur zur Sektion erhielt. Im Winter 1920—21 wurde die Arbeit in Wien zum Abschluss gebracht, wobei mir von Kustos O. v. WETTSTEIN mit gewohnter Liberalität die freieste Benützung der einzig dastehenden Schildkrötensammlung des Wiener Staatsmuseums gestattet wurde. Allen den genannten Herren spreche ich hiemit für die mir erwiesene Förderung meinen wärmsten Dank aus. Im April 1921 wurde die Arbeit der Rigorosenkommission der philosophischen Fakultät in Wien vorgelegt. Zufolge einer im Auftrage des Schwedischen China-Kommités während der Jahre 1921—23 unternommenen Reise nach China kann die Drucklegung erst jetzt erfolgen.

Upsala, im März 1924.

I. Einleitung.

Das Auftreten von Durchbrechungen in der ursprünglich vollständigen Schläfendecke der Stegocephalen und Cotylosaurier bei der Entwick-

lung der höher stehenden Formen hat schon seit langem das Interesse der Forscher auf sich gelenkt. Meist handelte es sich darum, die Homologien der auftretenden Fensterbildungen festzustellen, doch fehlt es auch nicht an Versuchen, die Ätiologie dieser Erscheinungen aufzufinden, wenn auch die diesbezüglichen Bemerkungen meist nur gelegentlich in den verschiedenen Arbeiten auftauchen.

Im Allgemeinen bemerken wir in der aufsteigenden Tierreihe eine immer weiter gehende Reduktion des Schläfenpanzers (BOAS 1914), deren Grund teilweise wohl darin zu suchen ist, dass der Schädel dadurch leichter wird, teilweise aber vielleicht auch darin, dass mit dem Wachstum des Gehirns die Gehirnkapsel immer mehr im Stande ist, die mechanischen Funktionen des primären Schädeldaches zu übernehmen. Zu dem ersten der genannten Gründe bemerkt VAN BEMMELEN 1896 S. 328: »Die Ursachen dieser Reduktion (nämlich des Schläfendaches der stegocephalen Urform) lagen wohl auch hier in den Lebensbedingungen, indem jede Erleichterung des Kopfgewichtes für auf dem Lande lebende Tiere ein Vorteil ist.» Auch J. VERSLUYS 1919 S. 20 spricht sich in diesem Sinne aus und weist darauf hin, dass mit der Verknöcherung des Kopfes der verfügbare Raum für die Kaumuskulatur immer enger wird. E. GAUPP, 1895, sagt: »— — — ebenso spricht vieles dafür, dass die Aufgabe des Wasserlebens als wichtigstes Causalmoment für die Ausbildung des zygocrotaphen (Schädeltypus) in Betracht kommt. Dabei dürfte der Wegfall des Wasserdruckes, gegen den jene Knochenpanzerung Schutz bot, sowie die Tendenz, durch die Materialersparnis das Gewicht des nun frei in der Luft durch die Nackenmuskulatur zu tragenden Schädels zu verringern, dazu geführt haben, dass anstelle der kontinuierlichen Knochendecke nur ein aus vertikalen und horizontalen Elementen bestehendes Sparrenwerk (Postorbital- und Jochbögen) übrig blieb, bestimmt, einerseits für die Kaumuskulatur Ursprungsstätten zu bieten, andererseits das Kiefergerüst in feste Verbindung mit dem Hirnschädel und dem Quadratum zu setzen. Interessant ist in dieser Hinsicht, dass sich jene konstruktive Tendenz nicht ausgeprägt findet an den Schädeln der Seeschildkröten. Für die Entwicklung des gymnocrotaphen Typus kommt in erster Linie die geringe Inanspruchnahme der Kiefer in Betracht.»

Soviel zum ersten Punkt. Was schliesslich die mechanische Funktion der Gehirnkapsel betrifft, so möchte ich bemerken, dass solche Beziehungen sehr wahrscheinlich gemacht werden durch den Umstand, dass bei Schildkröten mit sekundärem Schläfendach, wie Chelonia, Caretta, Podocnemis, bei den beiden ersten eine Verbindung zwischen Parietale und Prooticum überhaupt nicht, bei letzterer nur in ganz bescheidenem Masse besteht, während sie sonst, besonders bei den Trionychidae, durch eine ausgedehnte Schuppennaht hergestellt wird.

Ermöglicht wurde der Reduktionsprozess des Schädels ausserdem dadurch, dass, wie O. JAEKEL, 1916 S. 139 bemerkt, die strukturelle Durchbildung des Knochens so fortschreitet, dass derselbe auch bei geringerer

Stärke die an ihn gestellten Anforderungen zu erfüllen im Stande war. Dass aber die angeführten Gründe allein nicht zur Erklärung dieser Erscheinungen ausreichen, wenn wir nicht nur danach fragen, warum überhaupt Durchbrüche und Ausschnitte im Schädeldach auftreten, sondern warum gerade an dieser oder jener Stelle solche Fenster sich bilden, geht vor allem aus einer Betrachtung des Schildkrötenschädels hervor. Wäre die Zahl der Erklärungsmöglichkeiten mit den oben aufgeführten erschöpft, so dürfte man erwarten, innerhalb einer geschlossenen Gruppe von Tieren, die doch alle auf derselben Organisationsstufe stehen, im Prinzip auch überall demselben Bauplane und demselben architektonischen Aufbau des Schädels zu begegnen. Tatsächlich aber zeigen die Schildkröten eine Mannigfaltigkeit speziell in der Ausbildung der Temporalregion, wie sie innerhalb einer gut begrenzten Gruppe sonst im ganzen Tierreiche kaum mehr zu finden ist. Aus diesem Grunde erschien es nicht aussichtslos, den Schildkrötenschädel einer genauen Betrachtung zu unterziehen, in der Hoffnung, über die Genese der Jochbogenbildungen wenigstens bei diesen Tieren etwas aussagen zu können, womit freilich, in Anbetracht der ganz besonderen Organisationsverhältnisse gerade dieser Gruppe das Problem in seiner Allgemeinheit noch lange nicht gelöst wäre.

Da mir, wie gesagt, die bisherigen Prinzipien, die in Hinsicht auf die Wirbeltiere im Allgemeinen aufgestellt worden waren, die Verhältnisse bei den Schildkröten nicht zu erklären schienen, musste ich mich nach einem anderen umsehen und glaube als solches die mechanischen Aufgaben betrachten zu dürfen, die der Kaumuskulatur ihren Ursprung verdanken und denen in jedem einzelnen Falle in Korrelation zur Lebensweise und dem übrigen Körperbau entsprochen werden muss, wobei aber auch die physiologische Eigentümlichkeit des Schildkrötenstammes, ihren Körper durch Panzerbildung zu schützen, nie aus dem Auge verloren werden darf, da speziell daraus die Bildung der sekundären Panzer verständlich wird.

II. Die systematische Gruppierung der Schildkröten.

Die neue Systematik, speziell die Synopsis von FR. SIEBENROCK, an die sich meine vorliegende Studie in Bezug auf die Nomenklatur anschliesst, teilt die Testudinata in 4 Superfamilien ein: Cryptodira, Cheloniidea, Pleurodira und Trionychoidea. Von der überaus grossen Mannigfaltigkeit der Gestalten durch Abbildungen eine Vorstellung zu geben, lässt der verfügbare Raum nicht zu. Für unsere Zwecke können wir die Schildkröten zunächst in zwei Gruppen teilen: 1. solche mit und 2. solche ohne knöchern überwölbte Schläfengruben. In der ersten Gruppe finden sich wieder Formen mit einem primären Schläfendach, das im Sinne JAEKEL's als stegal zu bezeichnen ist [z. B. Triassochelys dux JAEKEL, (Figg. bei JAEKEL 1916)] sowie auch solche, deren Schläfendach zweifel-

los sekundären Ursprungs, also nach JAEKEL's Terminologie tegal ist, wenn auch speziell darüber unter den Zoologen und Paläontologen eine grosse Meinungsverschiedenheit besteht. Besonders Chelonia mydas wird immer wieder als Beispiel für einen stegalen Schädel herangezogen (z. B. C. RABL 1903 Fig.), obwohl schon zu wiederholten Malen darauf hingewiesen wurde, dass es sich dabei um eine hochgradige Anpassung an das Wasserleben handle. Ich stelle mir das Zustandekommen dieses sekundären Schläfendaches ungefähr folgender Massen vor.

III. Verlust der Retraktilität des Kopfes als Kausalmoment für die Entstehung des sekundären Schläfenpanzers.

In der Anpassung an das Leben im Wasser sehen wir schnell schwimmende Tiere sehr häufig einen möglichst starren Körper mit geschlossenen Umrisslinien ausbilden, der ihnen die Bewegung in dem dichten Medium bedeutend erleichtert. Zur Erreichung dieses Anpassungstypus ist vor allem eine Verkürzung und äusserliche Unterdrückung der Halsregion nötig. (Siehe Cetacea, Pinnipedia, Sirenia, Lutra.) Über die Cetacea sagt O. MÜLLER, 1898: »Wie der Natur nun verschiedene Wege zu Gebote stehen, dasselbe Ziel zu erreichen, so sehen wir, dass, um den Kopf zu fixieren und gleichzeitig die Lücke, welche zwischen Kopf und Rumpf entsteht, vorteilhaft auszufüllen, — welches beides bei den meisten Cetaceen einfach durch Verkürzung der Halswirbelsäule erreicht wird, — hier (bei Beluga leucas) kolossale Muskelpolster entwickelt sind, welche seitlich und ganz besonders in der ventralen Fläche des Brustbeins ihren Ursprung nehmen und nach dem Kopf zu sich erstrecken.» Eine Unterdrückung der Halsregion sehen wir nun auch bei den Meeresschildkröten und diese Anpassung wird noch vervollkommnet durch Tatsachen, die H. RATHKE, 1848 und L. NICK, 1912 erwähnen: H. RATHKE l. c. S. 160 beschreibt einen Musculus splenius capitis (nach I. F. MECKEL), den er nur bei Meeresschildkröten auffinden konnte. Derselbe liegt seitwärts vom Musculus cucullaris, RATHKE (= M. splenius capitis, BOJANUS) und ist mit seinem einen Ende an das Schläfenbein angeheftet, mit dem anderen, breiteren Ende zum kleinen Teil an die untere Seite der Nackenplatte (Nuchale), zum grösseren, namentlich bei der erwachsenen Chelonia imbricata, an eine zwischen der Nackenplatte und zweiten Rippe ausgespannte Faszie. Den Gattungen Emys und Testudo ist dieser Muskel schon von I. F. MECKEL abgesprochen worden. H. RATHKE belegt seine Beobachtungen mit 2 Figuren von Dermochelys coriacea und Chelonia virgata (l. c.). Auf erstere bezieht sich eine Bemerkung bei L. NICK, l. c. S. 52: »Die eigentümliche Ausgestaltung des ganzen Hinterrandes der Parietalia ist schon SCHLEGEL aufgefallen, doch setzt dort keine Muskulatur an, wie jener gemeint hatte, sondern nur die dicke Lederhaut des

Nackens.» Ich bin nicht in der Lage, die Richtigkeit der einen oder anderen Behauptung nachzuprüfen, da mir das nötige Material nicht zur Verfügung steht. Sollte im Falle von Dermochelys auch NICK recht haben, so ist doch anzunehmen, dass der Nackenhaut, deren Befestigungsstelle so stark ausgebildet ist, dass sie von dem einen Forscher für die Insertion eines Muskels gehalten werden konnte, dieselbe Bedeutung für die Fixierung und Absteifung des Kopfes gegen den Körper zukommt wie dem Muskel der Chelonia, dessen Vorhandensein unwidersprochen geblieben ist. Das sehr starke Ligamentum suspensorium zwischen Processus odontoides und Condylus occipitalis könnte vielleicht auch in diesem Sinne wirken. Dass es bei der Vermehrung der Masse der Halsmuskel bei Dermochelys und Chelonia zur Abspaltung und Differenzierung neuer Bündel gekommen ist, wird nicht weiter Wunder nehmen, wenn man bedenkt, wie wenig differenziert im Vergleiche mit den Säugern die Muskel der Reptilien noch sind. Die freie Beweglichkeit des Kopfes erleidet freilich durch Beschränkung der Bewegungen des Halses eine Einbusse, doch ist das nicht von Belang bei einem Tiere, das im freien Meere lebt, das also im umgebenden Medium mit Leichtigkeit als ganzes jede gewünschte Bewegung und Stellung ausführen kann. Als Folge dieser Verkürzung und Verfestigung des Halses ging die Fähigkeit verloren, den Kopf in die Schale zurückzuziehen, und schon verschiedene Autoren (O. JAEKEL, 1916, VERSLUYS, 1919) haben die Ansicht ausgesprochen, dass damit die Entstehung des sekundären Schläfendaches in ursächlichem Zusammenhange stehe, da die Meeresschildkröten ausnahmslos völlig überwölbte Temporalgruben besitzen: L. NICK, 1912 S. 188 erblickt in dem Schläfenpanzer eine feste Decke gegen den Anprall des Wassers, desgleichen O. JAEKEL, 1916, S. 204 und E. GAUPP (vgl. obiges Zitat). Dieser Anschauung kann ich nur mit Einschränkungen beistimmen, *da auch Landformen ein sekundäres Schläfendach erwerben,* wenn sie die Retraktionsfähigkeit des Kopfes z. B. durch dessen exzessives Grössenwachstum verloren haben. Solche Formen sind Macroclemmys temminckii (Fig. bei BOULENGER, 1889), deren unvollständiges Schläfendach die ungeschützten Partien des (nach F. SIEBENROCK, 1897 und A. STRAUCH, 1891) nur teilweise zurückziehbaren Kopfes schützt und Platysternum megacephalum (Fig. bei BOULENGER, 1889), das nach I. E. GRAY, 1855, F. SIEBENROCK, 1909 und F. WERNER, 1912 den Schädel gar nicht einziehen kann. Eine merkwürdige Lage besitzt bei dieser Form das Jugale: Es wird durch das sehr vergrösserte Postfrontale von der Begrenzung der Orbita ausgeschlossen und tritt auch an der unteren Kontur des Schädels nicht in Erscheinung, da unter ihm Quadratojugale und Supramaxillare miteinander in Verbindung treten. Auch Chelydra serpentina (Fig. bei BOULENGER, 1889), soll nach A. STRAUCH, 1891 den Kopf mit vorne knöchern überdeckten Schläfengruben kaum unter die Schale zurückziehen können. G. A. BOULENGER, 1887 bringt auch diese beiden Formen zueinander in Beziehung.

IV. Die sekundäre Natur des Schläfenpanzers bei den Seeschildkröten.

Da durch Formen wie Platysternum und Macroclemmys klar bewiesen ist, dass die sekundäre Bildung des Schläfenpanzers möglich ist und höchst wahrscheinlich dann erfolgt, wenn der Kopf aus irgendwelchen Gründen nicht mehr zurückgezogen werden kann, so liegt kein Grund vor, gerade für die Seeschildkröten an der stegalen Natur ihres Schädels unbedingt festzuhalten, zumal auch die Gleichzahl der Knochenelemente bei den Cryptodira und Chelonioidea, auf die schon F. SIEBENROCK hingewiesen hat und die andernfalls doch recht auffällig wäre, durch diese Annahme plausibel gemacht wird. I. VERSLUYS, 1919, S. 17 führt ganz allgemein die geringe Anzahl der Knochenelemente für die tegale Natur des Panzers ins Feld. Die Überzeugung von der Korrelation zwischen Schläfendach und Retraktilität des Kopfes findet sich auch bei O. P. HAY, 1908, S. 19 ausgesprochen: »It appears obvious that the roof has been reduced in proportion to the elongation of the neck and the ability to withdraw the head beneath the shell.»

Bei den *fossilen Formen* ist es allerdings oft recht schwer zu einem bestimmten Urteil über die primäre oder sekundäre Entstehung des Schädeldaches zu gelangen, da sehr oft der zugehörige Rücken- und Bauchpanzer nicht oder nicht mit der wünschenswerten Genauigkeit bekannt ist. Bei einem so vortrefflich erhaltenen Fossil wie Triassochelys dux aus dem Keuper von Halberstadt (Fig. bei JAEKEL, 1916), ist freilich an der primitiven Natur der uns hier interessierenden Verhältnisse nicht zu zweifeln. Schon die hohe Wölbung des Carapax legt die Vermutung nahe, dass es sich um eine primäre Bildung handelt, denn bei einer Landform, als die sich Triassochelys dadurch erweist, (JAEKEL 1916) ist die Wahrscheinlichkeit für das Gegenteil sehr gering. Auch von einer sekundären Entstehung von Stachelgruppen auf dem Halse — wie Triassochelys sie primär besitzt — ist bei den Meeresschildkröten nichts bekannt. Dazu kommt ausserdem noch eine Reihe von ursprünglichen Merkmalen im Stammskelett und Schultergürtel (Vorhandensein von Cleithra), die uns Triassochelys überhaupt als die primitivste bisher bekannte Schildkröte bezeichnen. Bei Archelon ischyros (Figg. bei WIELAND, 1900) wird auf Grund der Beschaffenheit von Carapax und Plastron, die Anpassungen an das Leben im Meere zeigen, wohl eine sekundäre Entstehungsweise der übrigens nicht ganz vollständigen Schläfenüberdachung anzunehmen sein. Bei der grossen Zahl der fossilen Formen mit mehr oder weniger vollständigem Schläfendach können wir nur Vermutungen äussern, da die morphologische Zusammensetzung der in Rede stehenden Schädelregion zufolge der grossen Verschiedenheiten, die möglich sind, einen zwingenden Schluss auf die Genese wohl nicht gestattet. Mit Rücksicht auf die

grossen Schwierigkeiten, die bei der Bearbeitung fossilen Materiales zu überwinden sind und in Anbetracht dessen, dass unter den rezenten Formen im wesentlichen alle Bildungsweisen der Schläfengegend des knöchernen Schädels zu beobachten sind, ist es möglich, der Benutzung des fossilen Materiales zu entraten und sich auf die rezenten Formen zu beschränken, über deren Lebensweise und weiche Anatomie wir doch wenigstens einigermassen unterrichtet sind. Bei der oft grossen Seltenheit zahlreicher Formen (besonders unter den Chelyidae) ist unser Wissen um die uns hier interessierenden Verhältnisse keineswegs so gründlich, wie es eigentlich wünschenswert wäre. Ich habe daher alle Formen, die mir von Interesse schienen und von denen ich Spiritus-Exemplare erlangen konnte, selbst auf das Verhalten der *Kaumuskulatur* geprüft. *Diese ist es nämlich, welche mir in der ganzen Frage von oft entscheidendem Einflusse zu sein scheint.* Besonders in der Superfamilie der Pleurodira dürfte sie den Schlüssel zur Erklärung der gerade in dieser Gruppe besonders auffälligen Verhältnisse liefern. Die Wahrscheinlichkeit, aus mechanischen Gesichtspunkten dem Problem näher zu kommen, gewinnt auch dadurch, dass wie I. VERSLUYS, 1919, S. 16 ausspricht, der Unterschied zwischen den verschiedenen Ausbildungsformen der Schläfenregion bei den Schildkröten in phylogenetischer Beziehung nicht allzu hoch bewertet werden darf.

V. Die Jochbogenbildungen der Schildkröten.

Bezüglich der Entstehung der Jochbogenbildungen bei den Schildkröten schliesst man daraus, dass nie ein Jochbogen und ein Parieto-Squamosalbogen gleichzeitig zu finden ist (auch unter den fossilen Formen nicht), eigentliche Schläfendurchbrüche also fehlen (BEMMELEN 1896, RABL 1903, WILLISTON 1904, FUCHS 1909, BOAS 1914, VERSLUYS 1919), dass die Reduktion des ursprünglich vorhandenen Schläfendaches durch Einschneiden vom Rande her erfolgt ist. (BOAS 1914, VERSLUYS 1919.) I. VERSLUYS l. c. S. 16 spricht die Meinung aus, dass der Typus, wie er bei den Cryptodira und Trionychoidea fast allgemein zu finden ist und der seine Entstehung der Reduktion des Schläfendaches hauptsächlich vom oberen Rande her verdankt, der ursprünglichere ist und der zweite, der uns bei den meisten Pleurodira begegnet, aus dem ersten hervorgegangen sein könnte, indem der Jochbogen eine Verschiebung nach hinten und oben erlitten habe. Dies halte ich nicht für wahrscheinlich, denn als sehr gewichtiger Einwand dagegen spricht die Bemerkung, die O. ABEL 1919, S. 382 macht, dass nämlich die construktiven Elemente der die Schläfengrube überbrückenden Bögen bei den verschiedenen Formen ganz verschiedene sind. Ist nämlich der Bogen der Cryptodira und Trionychoidea aus Postfrontale, Jugale und Quadratojugale in wechselnden Anteilen gebildet, zu denen zuweilen noch das Supramaxillare treten

kann, so ist der Bogen vom zweiten Typus wesentlich anders aufgebaut, z. B. bei Elseya dentata (Fig. bei BOULENGER, 1889) und Rhinemys nasuta Fig. 1 von Squamosum und Parietale, während bei Hydromedusa tectifera Fig. 2 nur das Squamosum daran beteiligt ist. Podocnemis mit der intermediären Lage ihres Schläfenbogens, wo man von einem solchen überhaupt sprechen kann, z. B. Podocnemis expansa (Fig. bei HAY 1908)

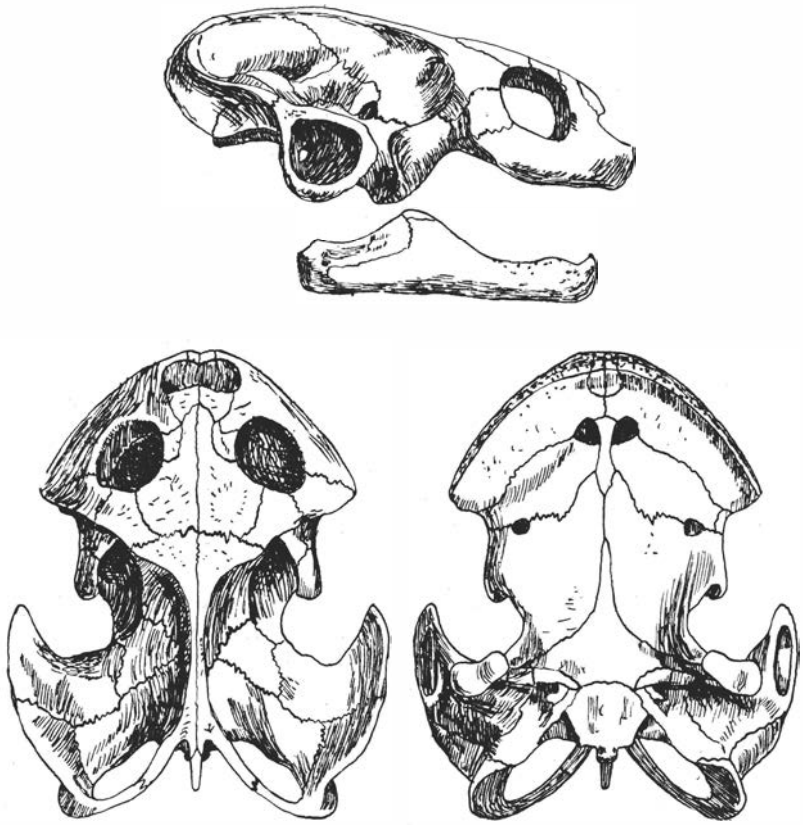

Fig. 1.

und P. unifilis könnte vielleicht nach VERSLUYS' Anschauung eine Art Übergangszustand darstellen. — Wollte man sich selbst über die Schwierigkeit hinwegsetzen, die in der Vorstellung gelegen ist, dass ein konstruktives Glied wandert und dabei gleichzeitig seine Zusammensetzung ändert, so muss doch angenommen werden, dass der bewegende Faktor bei diesem Vorgange in der Muskulatur zu suchen ist und dann ist es kaum verständlich, wieso der Schläfenbogen, der also jedenfalls von hoher konstruktiver Bedeutung sein musste, im Verlaufe dieser Wanderung immer schwächer werden und schliesslich wie bei Chelodina (Fig. bei GRAY 1869) gänzlich verschwinden sollte, obwohl ihn ein Muskel bean-

sprucht, stark genug, seine Verlegung zu bewirken. Ich möchte also lieber annehmen, dass beide Typen von Bögen mehr oder weniger selbständig entstanden sind, wenn auch nicht zu leugnen ist, dass sich I. VERSLUYS mit seiner Ansicht insoferne im Vorteil befindet, als er eine Reduktion des Schläfendaches durch Einschneiden vom Rande her — ein gewiss ungewöhnlicher Vorgang — als nur einmal erfolgt annehmen muss.

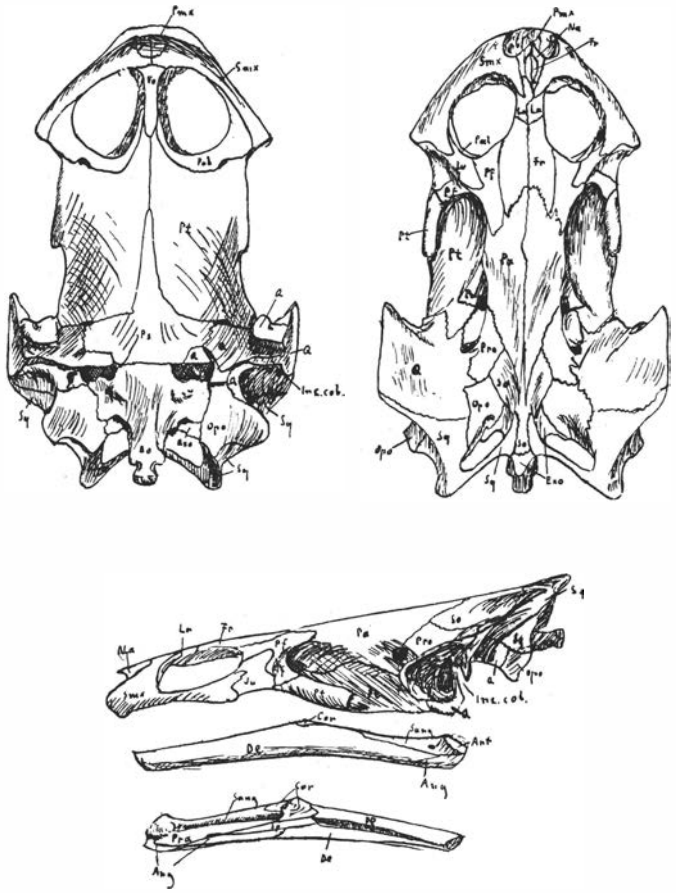

Fig. 2.

Übrigens lässt auch I. VERSLUYS an zweiter Stelle die von mir angenommene Entstehungsweise der posttemporalen Spange zu, wie dies vor ihm schon S. W. WILLISTON und H. FUCHS getan haben. Bei den grossen Unterschieden, welche die Chelyidae auch sonst gegenüber den anderen Schildkröten aufweisen, — am Schädel ist wohl das Vorhandensein von distinkten Nasalia an erster Stelle zu nennen — bin ich geneigt, ihre selbständige Abstammung von primitiven Formen mit stegalem Schädel anzunehmen, während die Trennung der übrigen Stämme erst ein wenig später erfolgt sein dürfte. Auch eine Bemerkung, die R. LYDEKKER

1889, S. 228 macht, ist meiner Meinung nach in dem Sinne aufzufassen, dass auch er den Parieto-Squamosalbogen der Chelyidae unmittelbar durch Reduktion des vollständigen Schläfendaches entstanden denkt: »Remnants of this roof are, I think, to be found in the parieto-squamosal bow of many Chelydidae.»

VI. Pleurodira.

1. Allgemeines.

Unter den Pleurodira herrscht die grösste Mannigfaltigkeit im Schädelbau. Zwar kommen auch unter den Cryptodira Formen vor, die aus

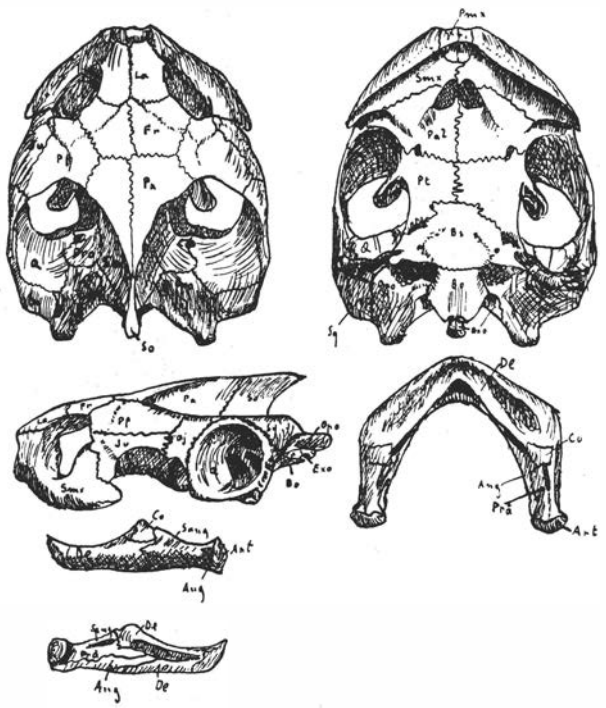

Fig. 3.

dem allgemeinen Bauplane herausfallen, z. B. die oben genannte Gattung Platysternum, die Gattung Heosemys, (Fig. bei BOULENGER, 1889) und einige Spezies der Gattung Terrapene (Fig. bei TAYLOR, 1894), doch sind das Ausnahmen, die im Verhältnis zu der Hauptmasse der zahlreichen hierher gehörigen Formen keine Rolle spielen.

2. Verschiedenes Verhalten der Temporalregion bei den beiden Stämmen der Pleurodira.

Unter den Pleurodira möchte ich wieder in Bezug auf die Schläfenregion zwei Typen unterscheiden, eine, die in ihren Grundzügen dem

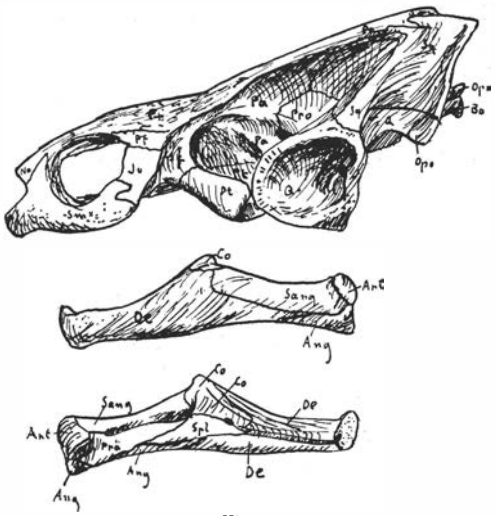

Fig. 4.

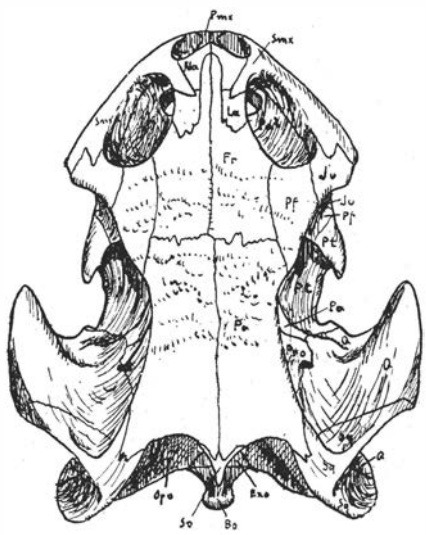

Fig. 5 a.

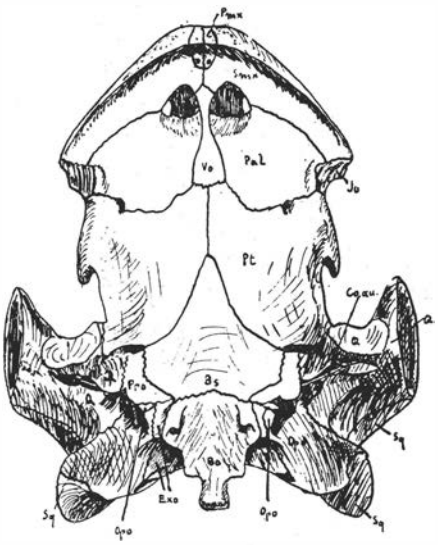

Fig. 5 b.

Cryptodiren-Schädel gleicht und durch die Pelomedusidae (mit den Gattungen Pelomedusa, Sternothaerus, Fig. 3 und Podocnemis) (Fig. bei HAY, 1908) repräsentiert ist und eine andere, welche die Familie der Chelyidae kennzeichnet und über Formen mit kräftigem Posttemporalbogen wie El-

seya, (Fig. bei BOULENGER, 1889), Emydura and ähnliche überleitet zu anderen, bei denen die Reduktion des Schläfendaches immer weiter fortschreitet, indem der Bogen immer schlanker wird, z. B. Platemys platycephala, Hydraspis geoffroyana Figg. 4 u. 5 a, b, Hydromedusa tectifera Fig. 2, Platemys radiolata und Pl. spixii und Rhinemys nasuta Fig. 1 bis schliesslich bei Chelodina (Fig. bei GRAY, 1869) als Endresultat dieses Rückbildungsvorganges die Verbindung zwischen Squamosum und Parietale völlig unterbrochen ist.

3. Ausbildung der Pterygoidea und ihre Beziehung zum Musculus pterygoideus.

Trotz dieser bedeutenden Unterschiede zeigen aber doch die Schädel sämtlicher Pleurodira eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit, die für unsere Betrachtungen von grosser Wichtigkeit ist: einen auffälligen Fortsatz, der sich vom vorderen Teil des lateralen Randes des Pterygoideum seitwärts erstreckt und eine Einrollung nach oben aufweist, so dass eine ausgesprochene Rinne entsteht, deren Achse in einer der Medianebene des Schädels mehr oder weniger parallelen Ebene von hinten unten mit schwacher Neigung nach vorne oben verläuft. Sie ist auf allen Figuren, die hier von Pleurodiren gegeben sind, deutlich zu sehen. Diese Region der Pterygoidea heisst bei C. B. BRÜHL, 1874 Text zu Tafel 69, Fig. 7: fossa suprapterygoidea, bei L. RUETIMEYER, 1873, S. 58: »tiefe Rinne hinter der hinteren Orbitalwand». In dieser Rinne nun liegt der Ursprung des Musculus pterygoideus, der hier eine weitaus bedeutendere Rolle spielt, als bei den anderen Schildkröten, bei denen derselbe in der Regel vom Rande des Pterygoideum entspringt. Im allgemeinen zeigen die Formen mit stärker ausgebildetem Musculus pterygoideus quer konkave Pterygoidea. Die abwärts gebogenen Flügel derselben verhüten eine Beeinträchtigung der Wirksamkeit dieses Muskels von der Mundhöhle her. Wenn wir uns nun die Frage vorlegen, welche Bedeutung diese starke Entwicklung des M. pterygoideus hat, so glaube ich sie als eine Folgeerscheinung derselben Anpassung betrachten zu sollen, die zur Abflachung des ganzen Körpers der Pleurodira geführt hat. Die Abflachung des Schädels, die fallweise einen geradezu grotesken Grad erreicht, hängt wieder damit zusammen, dass die Lücke zwischen Rücken- und Bauchpanzer bei dieser Gruppe naturgemäss grösser, das heisst, vor allem in transversaler Richtung länger sein muss, als bei den Cryptodira, die Hals und Kopf in sagittaler Richtung zurückziehen. Der Schutz, den der Panzer dem Tiere gewährt, ist natürlich grösser, wenn die Öffnung, deren Länge nicht vermindert werden kann, — ist sie doch durch die Länge von Hals und Kopf fixiert — wenigstens möglichst niedrig ist. Eine Andeutung dieses Gedankens findet sich bei G. A. MAACK 1869, S. 201. Auch das bei den Pleurodira allgemeine Fehlen einer langen Spina occipitalis ist hier zu erwähnen.

VII. Betrachtungen über die Kiefermuskulatur.

1. Allgemeines.

Übergehend zu der Betrachtung der Kiefermuskulatur der Schildkröten möchte ich meinen Ausführungen einen von I. VERSLUYS 1919 S. 22 aufgestellten Grundsatz voranschicken. Er sagt nämlich: »Bei dieser Bewegung (weitem Öffnen und schnellem Zuschnappen des Maules) spielt so weit bekannt der Musculus temporalis die Hauptrolle und tritt der M. pterygoideus (M. pterygomandibularis) zurück. Warum, ist nicht leicht zu sagen. Aber es mag der Grund darin liegen, dass es beim schnellen Bewegen des Unterkiefers vorteilhaft ist, dass der Schliessmuskel aus möglichst langen Muskelfasern aufgebaut ist und der M. temporalis besteht aus längeren Fasern als der M. pterygoideus, da er aussen liegt und viel höher am Schädel hinaufreicht; auch kann er durch diese Lage eher an Länge zunehmen.» Diesen Ausführungen möchte ich mich anschliessen, obgleich dies im ersten Moment mit Rücksicht auf die Pleurodira nicht gut möglich erscheint, die einerseits durch ihr schnelles Schnappen bekannt sind (ich erinnere nur an Chelys fimbriata), andererseits gerade den Musculus pterygoideus gegenüber dem M. temporalis stärker entwickelt haben, als andere Gruppen.

2. Die Rolle des Musculus temporalis.

Bei den Formen, die eine lange Spina occipitalis besitzen, also besonders bei den Trionychidae, dann aber auch bei vielen Cryptodira, z. B. Kachuga trivittata, (Fig. bei BOULENGER, 1889) ist durch obiges Zitat die Bedeutung dieser starken Entwicklung gegeben. Die Möglichkeit der Verlängerung nach oben im Sinne der oben zitierten Ausführungen VERSLUYS's lag bei den Pleurodira nicht, aber auch bei den Cryptodira und Trionychidae nicht in ausreichendem Masse vor, weil durch die dadurch bedingte Erhöhung des Schädels das Zurückziehen desselben auf Schwierigkeiten gestossen wäre. Daher erfolgt die Verlängerung nach hinten, die im Verein mit der Ausbildung des Processus coronoideus, der bei den nun in Betracht stehenden Formen unter allen Schildkröten die stärkste Ausbildung zeigt, das schnelle Schliessen des Unterkiefers ermöglichte. Der Processus coronoideus imponiert bei den Schildkröten eigentlich nicht als solcher, da er gegen den Ramus mandibulae nicht entfernt so scharf abgesetzt erscheint, wie dies zum Beispiel bei vielen Lacertiliern der Fall ist, doch kommt für unsere Überlegung die Höhe in Betracht, um die der Proc. coronoideus eine durch die Gelenkfläche des Unterkiefers und die Alveolarkante der Symphyse gelegte Ebene überragt und diese erscheint zum Beispiel bei den Trionychidae und

manchen Emydinae ganz beträchtlich. Fig. 6[1]. Fällen wir nun aus dem höchsten Punkt des Proc. coronoideus ein Lot auf diese Ebene, so erhalten wir einen Winkelhebel, und je spitzer der Winkel ist, den die Richtung der durch den Musculus temporalis ausgeübten Kraft mit der erwähnten Ebene einschliesst, desto grösser ist der Exkursionswinkel des Unterkiefers bei gleichbleibender Längenänderung des M. temporalis, desto kleiner allerdings auch der Schliessungsdruck. Eine ähnliche Überlegung findet sich bei L. A. ADAMS 1919. Es heisst dort: The quick snap of

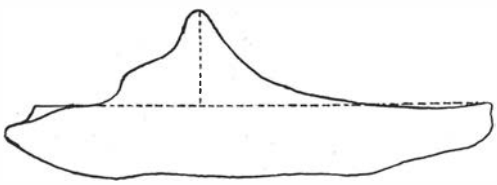

Fig. 6.

the jaws of Chelydra and Trionyx is due to the extension of the occipital crest, which gives to the temporal muscle a long origin and an oblique angle of insertion.»

L. A. ADAMS Gedanke ist ganz richtig, doch scheint er nicht bemerkt zu haben, dass sich Trionyx anders verhält, als Chelydra. Bei den Trionychidae und unter den Cryptodira bei den Formen mit hoher Crista occipitalis, z. B. Staurotypus, Cinosternum u. a. ist der Boden der Fossa temporalis über das Cavum tympani hinaus nach vorne verlängert.[2]

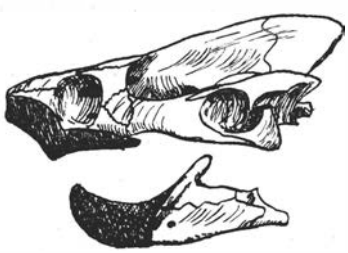

Fig. 7.

[1] Eine Ausnahme macht Geoclemys subtrijuga. SCHL. et MÜLL., Fig. 7, die einen ganz deutlich abgesetzten, nach hinten gerichteten Proc. coronoideus besitzt. Der Kopf dieser Form ist sehr gross, besonders, die Crista occipitalis (zum Ansatze des M. temporalis) sehr stark entwickelt, der Jochbogen sehr breit, fast ganz vom Quadratojugale gebildet, das sich mit einem langen Fortsatze unter dem Cavum tympani bis an die Fossa glenoidalis erstreckt. Entsprechend dem kräftigen Bau des Jochbogens und Hinterschädels sind auch Alveolarfläche und Symphyse des Unterkiefers sehr breit.

[2] Ich wähle hier als Beispiel Malaclemys geographica, LESUEUR, Fig. 8, welche die eben geschilderten Verhältnisse sehr deutlich zeigt, daneben aber auch andere von den übrigen Schildkröten so abweichende Besonderheiten aufweist, dass ich mir nicht versagen kann, dieselbe abzubilden und mit einigen Worten auf diese Tatsachen einzugehen. F. SIEBENROCK 1909 erwähnt nur den verhältnismässig grossen Kopf und die ungewöhnliche Breite der Unterkiefersymphyse. Dieser Unterkiefer ist tatsächlich ein Monstrum. Die kolossalen schüsselförmigen Verbreiterungen des Dentale sind ohne Gegenstück unter den anderen Formen. Der ganze Unterkiefer ist ungemein kräftig, das Dentale reicht aussen bis an das Articulare, das Coronoideum ist sehr gross und durch eine stark verzahnte Naht mit ihm verbunden. Das Interessanteste ist aber der Gaumen und es ist merkwürdig, dass er von keinem der Bearbeiter des Reptiliengaumens herangezogen

wurde. Schon L. DOLLO 1903 hat das Entstehen des sekundären Gaumens der Schildkröten darauf zurückgeführt, dass die Choanen wegen des dichten Anliegens des Unterkiefers (zufolge Mangels der Zähne) bei Acquisition der durophagen Lebensweise und Verbreiterung der Symphyse aus dem Bereiche derselben nach hinten verlegt werden mussten. Bei Malaclemys geographica entsenden zu diesem Behufe die Vomeres und

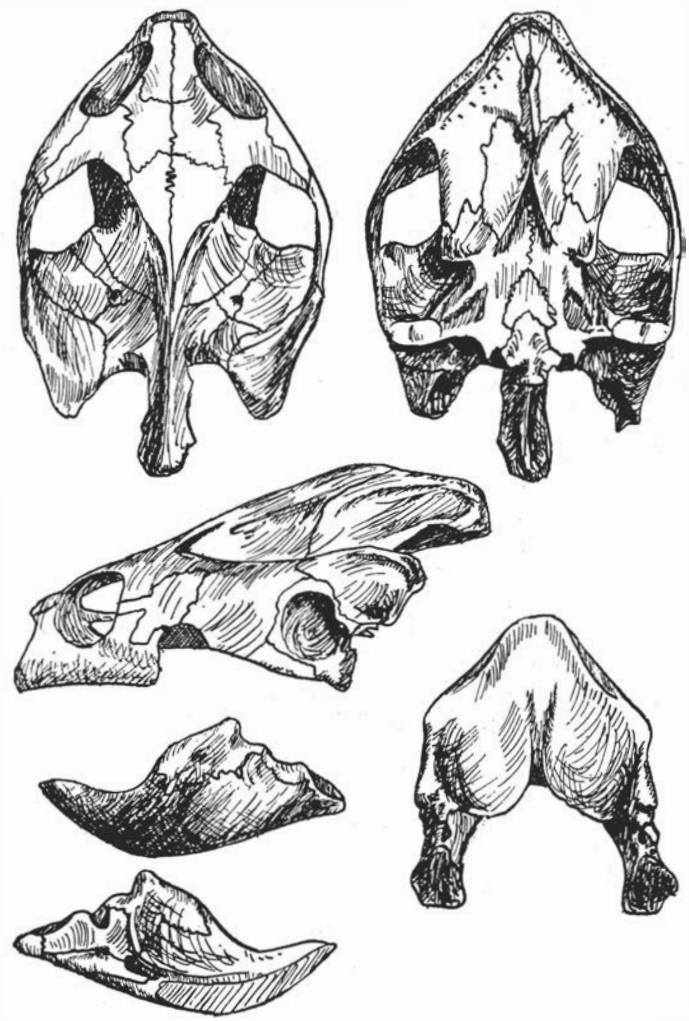

Fig. 8.

Palatina Knochenblätter gegen die Sagitalebene, die aber nicht in einer Naht zusammenstossen, sondern gegen die Mundhöhle zu sich abbiegen, einen papierdünnen Spalt zwischen sich offen lassend, der beim lebenden Tiere gewiss durch Bindegewebe verschlossen ist und nur vorne zu einer linsenförmigen Öffnung für die Ausmündung des JACOBSON'schen Organes sich erweitert. Die Gaumenplatten des Hornschnabels der Oberkiefer lassen in der Mitte einen schmalen Spalt zwischen sich, dessen Vorderend bis vor die erwähnte Öffnung nach vorne reicht.

Da diese Region zum Grossteile vom Prooticum gebildet wird, seitlich auch vom Parietale und Quadratum, ist an jenen die Verlängerung am ausgesprochensten, und den besten Einblick in die herrschenden Verhältnisse vermittelt uns die Unteransicht des Schädels, in der wir eine nach vorne unten gewendete Fläche des Prooticum bemerken. Durch diese Einrichtung erhält der Musculus temporalis einen viel grösseren Ansatzwinkel am Unterkiefer, da die Umbiegungsstelle des Muskels, die überknorpelt ist, um das Gleiten möglichst zu erleichtern, dem Proc. coronoideus sehr nahe, manchmal fast über denselben zu liegen kommt. Der Erfolg davon ist, dass ein grosser Schliessungsdruck der Kiefer resultiert. Nach G. A. BOULENGER tritt bei einzelnen Trionychidae sogar eine Zerkleinerung der Nahrung durch Zermalmen ein.[1] Aus all dem ergibt sich, dass L. A. ADAMS's Bemerkung für Trionyx nur scheinbar zutrifft. Chelydra allerdings weist tatsächlich einen kleinen Insertionswinkel auf und im Einklange mit der dadurch verringerten Kraftleistung des Musculus temporalis, am Processus ecto-pterygoideus (SIEBENROCK) dieselbe laterale Anheftungsfläche für den Musculus pterygoideus, die uns auch bei Heosemys entgegentritt, wo sie auch mit verminderter Wirkung des M. temporalis Hand in Hand geht, die dort die Rückbildung und den schliesslichen Verlust des Jochbogens erklärt.

Bei Testudinidae, die keine nennenswerte Crista occipitalis besitzen, fällt die vordere Begrenzungsfläche des Prooticum unmittelbar vor dem Cavum tympani vertikal ab.

Es ist klar, dass die Schnelligkeit der Kieferbewegung mit der Verkleinerung des Ansatzwinkels des M. temporalis und der Höhe des Proc. coronoideus wächst und dabei sehen wir gerade bei den Trionychidae letzteren zu beträchtlicher Höhe entwickelt und auch ersteren nicht so spitz, wie man nach den äusseren Schädelsumrissen vielleicht vermuten würde. Einem diesbezüglichen Einwande muss entgegengehalten werden, dass mit der immer strengeren Erfüllung dieser zwei Bedingungen, die Kraftleistung der Kiefer rapid abnimmt und schliesslich das ganze System in eine Totlage geraten würde. Es handelt sich also bei jeder Anpassung darum, wenn wir jetzt von fehlgeschlagenen Anpassungen absehen, das Optimum in Bezug auf die notwendige Wirkung zu erzielen und aus diesem Gesichtspunkte sind die spezifischen Eigentümlichkeiten der einzelnen Formen zu betrachten.

---

[1] Nach G. A. BOULENGER unterscheiden sich junge und alte Exemplare von Trionyx durch die Form ihrer Kiefer. *Alle Jugendexemplare* besitzen scharfkantige Kiefer, die *alten Tiere* besitzen *entweder* scharfkantige, *oder* breite Kiefer; die mit scharfkantigen Kiefern nähren sich von Fischen, Fröschen u. s. w. Die mit breiten Kiefern sind durophag und nähren sich hauptsächlich von Schnecken und Muscheln. Die Kaumuskulatur ist bei den letzteren Formen weit kräftiger als bei den Fischfressern.

3. Der Musculus pterygoideus.

Um nun auf das oben gegebene Zitat nach I. VERSLUYS zurückzukommen, so scheint dasselbe auf die Pleurodira nicht zu passen. Der Grundgedanke von der Vorteilhaftigkeit des längeren Muskels findet aber auch hier seine Anwendung, nur ist es diesmal der Musculus pterygoideus, der an Länge und Bedeutung zunimmt, ensprechend den übrigen besonderen Eigenschaften der Gruppe. Der Raum für den M. temporalis ist bei den meisten Formen durch die Abflachung des Schädels sehr beschränkt, daher tritt, um Platz zu gewinnen, eine Reduktion des Schläfendaches der stegalen Grundform ein. Dass diese hier vom unteren Rande her erfolgt, erklärt sich daraus, dass bei diesen so flachen Schädeln, bei welchen die Quadratregion also eine weite seitliche Ausladung zeigt, auf eine Absteifung der Unterkiefergelenkung gegen die Schädelkapsel nicht verzichtet werden kann, so lange der M. temporalis überhaupt noch von einer nennenswerten Bedeutung gegenüber dem M. pterygoideus ist. Nun wird aber berichtet, (F. WERNER u. a.) dass die Chelyidae — speziell Chelys fimbriata ist dafür bekannt — sich durch schnell schnappende Kieferbewegungen auszeichnen. Nach I. VERSLUYS l. c. ist dazu ein Muskel mit langen Fasern nötig, und wenn wir nun einen Vertreter der Chelyidae ins Auge fassen und bedenken, dass der Musculus pterygoideus bis an die nicht knöchern ausgebildete Hinterwand der Augenhöhle reicht, so sehen wir, dass VERSLUYS's Satz auch hier zu Recht besteht und welche Bedeutung es hat, dass die Augen bis an die Schnauzenspitze vorgeschoben werden.[1] Bei den Pelomedusidae ist die hintere Wand der Orbita in ausgedehntem Masse verknöchert, wie überhaupt ihr Schädel von grosser Festigkeit ist.

VIII. Über die Gattung Podocnemis.

1. Der Schläfenpanzer als sekundäre Bildung.

Die höchst-spezialisierten Formen der Pelomedusidae enthält die Gattung Podocnemis, die auch die höchste Wölbung sowohl des Schädels, als auch des Panzers besitzt. Das Extrem stellt in dieser Richtung Podocnemis madagascariensis Figg. 9—13 dar. Die Höhe der vorderen Panzeröffnung ist gleichfalls bedeutend. Der Schutz, den der Schädel bei eingebogenem Halse durch den Panzer erfährt, ist so gering, dass

[1] Auch bei Chelonia liegen zwar die Orbitae nahe dem Vorderende des Schädels, doch hat das mit dem M. pterygoideus gar nichts zu tun, erklärt sich vielmehr nach L. DOLLO 1903 S. 18 durch Verkürzung des Gesichtsschädels: »museau raccourci et à contour parabolique; bec recourbé rudimentaire».

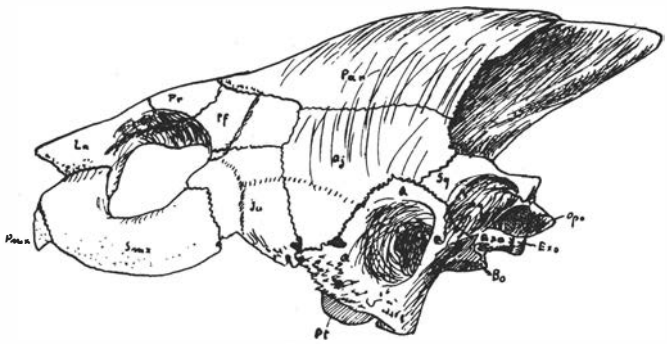

Fig. 9.

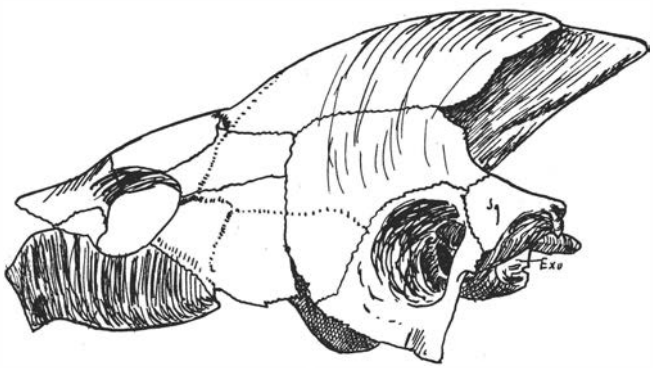

Fig. 10.

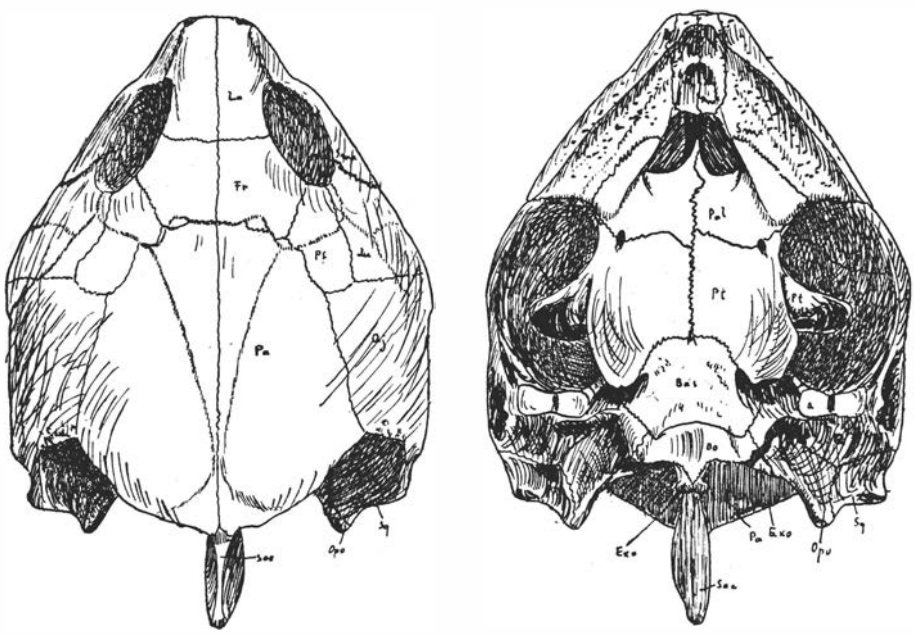

Fig. 11.

sich ausser dem Schläfenpanzer, der allen Arten von Podocnemis zukommt, bei P. madagascariensis auch der, bei P. expansa und P. unifilis[1] noch offene, untere Ausschnitt in der Wangenregion sekundär verschliesst. Dass dieser Verschluss, gebildet durch Jugale und Quadratum, einen ganz jungen Neuerwerb darstellt, geht daraus hervor, dass ich unter den etwa 20 Schädeln in den verschiedensten Altersstadien, die ich untersuchen konnte, nur in einem Falle einen vollkommenen Verschluss konstatieren konnte. In der Regel bleibt ein mehr oder weniger unregelmässig zakkig begrenzter Ausschnitt oder eine oder mehrere unregelmässige Fontanellen offen, die im Leben membranös verschlossen sind. In Figur 9 und 10 bilde ich zwei derartige Schädel ab. Ich möchte bei dieser Gelegenheit nicht unterlassen, festzustellen, dass ich unter den untersuchten Schädeln

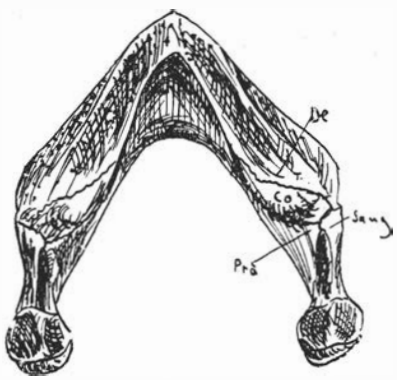

Fig. 12.

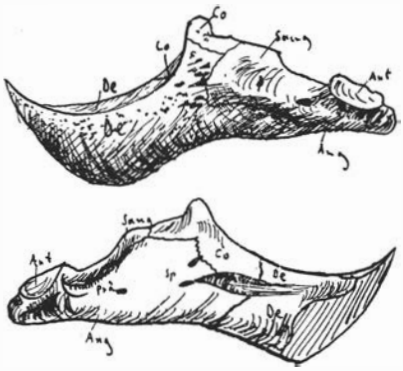

Fig. 13.

keinen gefunden habe, der der von F. SIEBENROCK 1897 Tafel V. gegebenen Figur 26 ganz entspricht. Nur bei einem Exemplare erreicht das Quadratojugale den unteren Schädelrand, während es sonst, wenn nicht die oben erwähnten Defekte (Einschnitte) vorliegen (Fig. 10) durch Jugale und Quadratum von demselben abgedrängt wird. Bei der flacher gebauten Podocnemis expansa, (Fig. bei HAY, 1902), ist der Schläfenpanzer nicht so weit nach hinten entwickelt wie bei P. madagascariensis mit ihrem blasig aufgetriebenen, hochgewölbten Hinterschädel, wovon ich mich durch vergleichende Messungen überzeugen konnte. All das führt mich zu dem Schluss, dass sich hier *sekundär* ein Schädelpanzer gebildet hat, da der Schutz durch den Panzer infolge der hohen vorderen Öffnung nicht sehr ausgiebig war. Was F. SIEBENROCK 1907 über die Bedeutung der hakenförmigen Kieferspitze als Waffe bei Platysternum und Macroclemmys sagt[2] hat auch für Podocnemis madagascariensis seine Bedeu-

[1] Schädel der anderen Spezies standen mir nicht zur Verfügung.

[2] SIEBENROCK erwähnt dort auch die Vergrösserung der Foramina subtemporalia durch Verschmälerung der Pterygoidea in der Mitte um Raum für den Durchtritt des kräftigen Musculus temporalis zu gewinnen.

tung. Auch diese besitzt eine solche, zum Unterschiede von P. expansa und P. unifilis, welchen beiden hinwiederum der knöcherne Verschluss des Wangenausschnittes fehlt, durch den erstere sich auszeichnet. Auch P. madagascariensis ist also jedenfalls eine wehrhafte Form.

2. Deutungsversuch für den Canalis caroticus internus.

Im Allgemeinen stellt Podocnemis, wie oben bemerkt, die am höchsten spezialisierte Gattung der Pelomedusidae dar. Das auffälligste Gattungsmerkmal am Schädel stellt der Canalis caroticus internus dar, der einen ganz ungewöhnlich grossen Durchmesser besitzt, und zwar ist er bei P. madagascariensis relativ am grössten, bei P. expansa und P. unifilis mit ihren viel schmaleren Schädeln geringer. Weder L. RUETIMEYER, 1873, noch F. SIEBENROCK 1897 wissen eine Erklärung dafür. Letzterer meint, dass die Untersuchung des frischen Kopfes die Lösung liefern würde. Auch ich konnte mir keine feste Meinung darüber bilden, wenn man aber die Schädel von Podocnemis und einer andren Pleurodire in der Unteransicht miteinander vergleicht, so zeigt es sich, dass die absteigenden hinteren Flügel der Pterygoidea bei Podocnemis frei nach unten ragen, während sie bei allen anderen Pleurodira in die Gelenkfläche für den Unterkiefer übergehen. Sollte der den Canalis caroticus internus lateral begrenzende Knochensteg bei Podocnemis deshalb so weit nach aussen gerückt sein, um der dünnen Knochenplatte des Pterygoideum die Unterstützung zu geben, die sie sonst vom Quadratum empfängt?

IX. Chelyidae.

1. Reduktion des Parieto-Squamosalbogens und Verhalten der Umwandung des Cavum tympani mit Berücksichtigung auch der anderen Gruppen.

Wenn wir schliesslich als letzte Gruppe die Chelyidae betrachten, so ist auch hier die Abhängigkeit der Schädelkonstruktion von der Kaumuskulatur zu konstatieren. Im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung entstand durch Einschneiden von unten her der Parieto-Squamosalbogen. Zunächst ist er ziemlich breit und wird dann immer schmäler. Dabei bleiben die median gelegenen Partien der Parietalia zunächst noch erhalten, da sie durch den starken Bogen hinreichend gestützt werden, um für das Tier noch bedeutungsvoll zu sein. Sie überdecken z. B. bei Emydura krefftii noch die medianen Teile der Schläfengruben. Dann setzt mit dem Schwächerwerden des Parieto-Squamosalbogens eine immer weiter gehende Reduktion des hinteren Teiles der Parietalia ein, die wir

von Emydura krefftii, oder Platemys platycephala über Hydraspis geoffroyana Figg. 4 u. 5 oder Hydromedusa tectifera Fig. 2, Platemys radiolata oder Pl. spixii und Rhinemys nasuta, Fig. 1 bis zu Chelodina longicollis verfolgen können. Dabei bemerken wir, dass die Stelle, wo Squamosum und Parietale nahtweise zusammenstossen, immer mehr gegen die Medianebene rückt (Elseya dentata, Hydraspis geoffroyana, Rhinemys nasuta, Hydromedusa tectifera), und werden uns über die Bedeutung dessen sofort klar, wenn wir überlegen, dass dadurch der kritische Punkt des Bogens, der ja nicht im Scheitel belastet, sondern durch Druck in der Richtung etwa der Bogensehne beansprucht ist, dabei von der Stelle der grössten Biegungsbeanspruchung immer weiter sich entfernt und schliesslich (Hydromedusa tectifera) in den einen Fusspunkt zu liegen kommt, so dass der Bogen dann nur mehr aus einem Stück besteht. Mit diesem Ablaufe der Anpassungserscheinungen fast ganz parallel gehen die Verschwächung des Unterkiefers und naturgemäss die des Quadratum, das, wie schon L. RUETIMEYER 1873 beschrieb, keinen besonderen Träger des Unterkiefergelenkes differenziert, sondern nur eine überknorpelte Fläche unter der Paukenhöhle dafür zur Verfügung stellt. Mit der Verringerung der Beanspruchung ist es vor allem die Hinterwand des Cavum tympani, die von tiefgreifenden Reduktionserscheinungen betroffen wird. Dieselbe bietet überhaupt bei den Schildkröten ein sehr wechselndes Verhalten dar. Bei den Cheloniidea fehlt sie überhaupt, die Incisura columellae ist hinten weit offen. Bei der Gattung Testudo ist das Cavum tympani hinten geschlossen. Bei Pelomedusa und Sternothaerus ist noch eine Naht in der hinteren Wand der Paukenhöhle zu sehen, bei Podocnemis mit ihren starken Kiefern hat vollständige Koossifikation statt, desgleichen bei den Trionychoidea, wo sie besonders stark ist. Bei den Chelyidae endlich wird diese Verbindung reduziert, bis sie schliesslich z. B. bei Hydromedusa und Chelodina ganz unterbrochen, die Paukenhöhle somit wie bei den Chelonyidea hinten offen ist und als Reste der ehemaligen Hinterwand nur zwei dünne Knochenplatten übrig geblieben sind, die einander von oben und unten entgegenstehen, sich aber nicht mehr erreichen.

2. Bemerkungen über Chelys fimbriata.

Über Chelys fimbriata (Fig. bei BRÜHL, 1874), zweifellos die merkwürdigste der Chelyidae, muss ich noch gesondert einige Bemerkungen machen. Der Parieto-Squamosalbogen ist sehr breit und kräftig, aber die unter ihm sich öffnende Fenestra post-temporalis ganz niedrig, das Quadratum sehr kräftig, die Naht in der Hinterwand der Paukenhöhle nicht mehr sichtbar. Überhaupt zeigt die hintere Schädelpartie grosse Festigkeit. Das erstreckt sich sogar auf den Unterkiefer, der bis zu den weit vor dem Artikulare liegenden Processus coronoideus eine erhebliche Höhe aufweist. Als Besonderheit, die eine besonders feste und steife Verbind-

ung von Quadratum und Schädel gewährleistet, sei erwähnt, dass sich das Quadratum wie bei den anderen Chelyidae proximalwärts in eine Platte fortsetzt, die aber bei Chelys zum Unterschiede von den übrigen Formen *vertikal* steht und ihre Fortsetzung in einer ebensolchen Platte findet, die den distalen Teil des Squamosum darstellt. Über die Muskulatur dieser Form, die gewiss auch höchst eigenartig spezialisiert ist, kann ich mangels eigener Untersuchungen nur das mitteilen, was I. E. GRAY 1864 in der Definition der Gattung darüber sagt: Skull very depressed, abnormal; temporal muscles very large, only covered with skin, without any central bony crown to the head; auri-occipital arch very slender, small; lower jaw very slender, weak.» GRAY's Ansicht, dass der Posttemporalbogen als schlank zu bezeichnen sei, kann ich nicht beipflichten.

X. **Nahrungsweise der Pleurodira.**

So wenig wir über die Lebensweise der Pleurodira, der Wasserschildkröten überhaupt, wissen, so genügt es doch, uns den Mechanismus der Kiefer und den absonderlichen Aufbau des Schädels verstehen zu lassen. Die Pelomedusidae, die im Besitze eines Jochbogens und starker Unterkiefer sind, nähren sich von Fischen, Fröschen, Kaulquappen, Regenwürmern und Wasserschnecken. Besondere Notizen über die Art und Weise ihrer Nahrungsaufnahme liegen nicht vor. Es ist auch kein Grund vorhanden, irgend welche Besonderheiten anzunehmen. Anders bei den Chelyidae, schon ihrer ganz schmalen Kiefer wegen, deren Symphyse nicht verwächst. F. WERNER 1912 Seite 484: »Bei Hydromedusa sowie bei anderen Chelyiden ist es ohne weiteres ersichtlich, dass sie ihre Nahrung mit einem Wasserstrudel in den Schlund hineinreissen. — — — Der das Vehikel für den Bissen darstellende Wasserstrom wird ganz oder zum grössten Teile aus dem Maule nachher wieder ausgestossen, wie man z. B. bei der Schabefleischfütterung, wo er durch kleine flottierende Fleischpartikelchen markiert wird, wahrnehmen kann.» H. GADOW 1901, S. 401 sagt dasselbe von Chelys fimbriata und weist auf die Bedeutung des mächtig ausgebildeten Hyoidapparates für die Erweiterung der Rachens hin.

XI. **Bemerkungen über Terrapene und Heosemys.**

Es erübrigt mir noch zwei aberrante Genera der Emydinae zu erwähnen, bei denen das Quadratojugale rudimentär oder ganz verschwunden ist: Terrapene und Heosemys. Die Spezies der ersten Gattung veranschaulichen den Vorgang der Reduktion ganz deutlich. W. E. TAYLOR 1894 hat davon eine Zusammenstellung gegeben. Der Jochbogen ist

membranös und das Quadratjugale ist als z. B. bei Terrapene carolina ziemlich ansehnliche Ossifikation in demselben nachzuweisen, die aber sowohl mit dem Jugale, als auch mit dem Quadratum die Verbindung bereits eingebüsst hat. An den Schädeln ist eigentlich nichts besonderes zu bemerken, was sich mit dem Fehlen des Jochbogens in Verbindung bringen liesse. Die Spina occipitalis ist kurz, aber das kommt auch bei anderen Formen vor und obwohl ich nicht alle Arten der Gattung untersuchen konnte, ist doch anzunehmen, dass auch sie nichts wesentlich anderes dargeboten hätten. Erst durch den Schädel von Heosemys werden wir darauf geleitet, einer kleinen vertikal stehenden Insertionsfläche am Processus ectopterygoideus, die in sehr verschiedenen Graden der Ausbildung bei Terrapene angetroffen wird, aber auch fehlen kann, mehr Bedeutung beizulegen, als wir es sonst wohl tun würden. Bei Heosemys ist die Rückbildung des Quadratojugale weiter vorgeschritten; bei H. spinosa konnte ich nur mehr eine ganz kleine Verknöcherung als seinen Rest finden. Die ganze Begrenzung des Cavum tympani und Antrum mastoideum ist von äusserster Zartheit. Das deutet auf eine ziemlich schwache Wirkung des Musculus temporalis hin. Dafür scheint der M. pterygoideus desto stärker entwickelt zu sein, denn wie bereits angedeutet, ist für ihn eine Insertionsfläche vorhanden, die dadurch entsteht, dass der Proc. ectopterygoideus an seinem lateralen Rande nach oben und unten auswächst und solcher Art eine ovale rauhe Fläche bildet, die auf der Abbildung bei BOULENGER, 1889 ganz deutlich zu sehen ist. In ganz derselben Ausbildung kommt diese Fläche auch der wegen ihrer kräftigen Bisse bekannten und gefürchteten Chelydra serpentina zu (Fig. bei BOULENGER, 1889), sogar die Verlängerung nach unten ist die gleiche. Unter den Emydinae tritt derartiges in mehr oder weniger starker Ausbildung zuweilen auf, den Testudininae und Cheloniidea fehlt es, bei den Trionychoidea ist eine analoge Fläche vorhanden, wenn auch die charakteristische Fortsetzung nach unten fehlt. Dafür kann bei ihnen wieder manchmal eine der Fossa suprapterygoidea ähnliche Gestalt der Pterygoidea an deren Oberseite auftreten, Dinge, die nichts so merkwürdiges an sich haben und nicht geeignet sind, die in vorliegender Arbeit ausgesprochenen Anschauungen zu erschüttern, wenn man überlegt, dass es immer Formen eines und desselben Stammes sind, die, in ihren Grundzügen gleich organisiert, auf gleiche äussere Einflüsse ab und zu auch in ähnlicher Weise reagieren. Was überhaupt die Ausbildung des Musculus pterygoideus betrifft, so habe ich den Eindruck gewonnen, dass dieser hauptsächlich die schnelle Schliessbewegung des Maules, also das Schnappen bewirkt. Er inseriert sehr nahe dem Drehpunkte des Unterkiefers, also — sit venia verbo — in einem Punkte, der bei der Bewegung einen sehr kleinen Kreis beschreibt, daher muss eine, wenn auch nur eine geringe Verkürzung seinerseits gleich eine grosse Winkelgeschwindigkeit am Kiefer hervorrufen. Natürlich ist die Kraftleistung dabei sehr klein (siehe Chelyidae mit den schwachen Unter-

kiefern und zum Teil so eigentümlichem Nahrungserwerb). Wo trotzdem eine grössere Kraftleistung gefordert wird, z. B. Chelydra und Trionychoidea, übernimmt der Musculus temporalis diese Aufgabe.

XII. **Ergebnisse.**

Wenn ich schliesslich versuche, die gewonnenen Ergebnisse zusammen zu fassen, so ergibt sich folgendes:

1.) Der Schläfenpanzer der Chelonyidea ist sekundären Ursprungs.
2.) Für sein Entstehen ist nicht eigentlich die Lebensweise im Wasser die Ursache, sondern vielmehr die dadurch bedingte Verkürzung und Steifigkeit des Halses, die durch das Wasserleben hervorgerufen, die Retraktilität des Kopfes aufhebt.
3.) Auch gewisse Cryptodira, die infolge besonderer Grössenzunahme des Kopfes denselben nicht mehr einziehen können, haben mehr oder weniger vollständige Schläfenpanzer erworben.
4.) Der grundlegende Unterschied im architektonischen Aufbau des Pleurodiren-Schädels von dem aller übrigen Schildkröten liegt in dem Vorhandensein der Fossa suprapterygoidea, als Ursprungsort des hier besonders bedeutungsvollen Musculus pterygoideus.
5.) Der Schläfenpanzer der Gattung Podocnemis ist eine sekundäre Bildung, veranlasst durch den mangelhaften Schutz, den der immer höher sich aufwölbende Panzer infolge Vergrösserung seiner vorderen Öffnung dem Kopfe bietet. Bei Podocnemis madagascariensis, die in dieser Hinsicht das Endglied der Reihe darstellt, ist es sogar zum Verschlusse des Wangenausschnittes gekommen.
6.) Während die Gattung Podocnemis sich in der Richtung spezialisiert, dass die Formen von Schädel und Schale immer gewölbter werden, sind unter den Chelyidae die spezialisiertesten Formen die flachsten. Der Unterkiefer wird immer schwächer, der Musculus temporalis verliert an Bedeutung, der Parieto-Squamosalbogen geht schliesslich ganz verloren und die Hinterwand des Cavum tympani wird zurückgebildet.
7.) Chelys fimbriata weist wegen der besonders grossen seitlichen Ausladung der Unterkiefergelenke eine besondere Spezialisation in der Verbindung des Quadratum mit dem Schädel auf.
8.) Die Nahrungsweise der Chelyidae steht im Einklange mit ihren morphologischen Besonderheiten und kann zur Erklärung derselben dienen.
9.) Heosemys und Terrapene zeigen eine Ausbildung der Pterygoidea, die auf vermehrte Bedeutung des Musculus pterygoideus hindeutet.

Literaturverzeichnis.

ABEL, O. (1919.) Die Stämme der Wirbeltiere, Berlin und Leipzig.

ADAMS, LEVERETT ALLEN. (1919.) A memoir on the phylogeny of the jaw muscles in recent and fossil vertebrates, in: An. New York Acad. Sc. vol. 28.

BEMMELEN, I. F., VAN. (1896.) Bemerkungen zur Phylogenie der Schildkröten, in: Compt. rend. III. Congr. internat. Zool. Leyden.

BOAS, I. E. V. (1914.) Die Schläfenüberdachung und das Palatoquadratum in ihrem Verhältniss zum übrigen Schädel bei den Dipnoërn und den terrestren Wirbeltieren, in: Morph. Jahrb. Band 49.

BOULENGER, G. A. (1887.) Notes on the Osteology of the Genus Platysternum, in: Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 5, Vol. 19.

——. (1889.) Catalogue of the Chelonians, Rynchocephalians and Crocodiles in the British Museum. New Edition. London.

BRÜHL, C. B. (1874.) Zootomie aller Tierklassen, Wien.

DOLLO, L. (1903.) Eochelone brabantica, tortue marine nouvelle du Bruxellien (Éocène moyen) de la Belgique et l'évolution des cheloniens marins, in: Bull. Akad. roy. Belg.

——. (1913.) Podocnemis congolensis, Tortue fluviatile nouvelle du montien (Paleocène inferieur) du Congo, et l'Évolution des Cheloniens fluviatiles, in: Ann. Mus. Congo Belg. (III), T. I. Bruxelles, Pl. VII.

FUCHS, H. (1909.) Betrachtungen über die Schläfengegend am Schädel der Quadrupeda, in: Anat. Anz. Bd. 35.

GADOW, H. (1901.) Amphibia and Reptiles, in: Cambridge nat. hist., Vol 8.

GAUPP, E. (1895.) Zur vergleichenden Anatomie der Schläfengegend am knöchernen Wirbeltierschädel, in: Morphol. Arb. Schwalbe, Bd. 4.

GRAY, I. E. (1855.) Catalogue of the Shield Reptiles in the Collection of the British Museum.

——. (1864.) On the Genera of Chelydidae and the Characters furnished by the study of their skulls, in: Proc. Zool. Soc. London.

——. (1869.) Notes on the Families and Genera of Tortoises (Testudinata) and on the Characters afforded by the study of their skulls, in: Proc. Zool. Soc. London.

HAY, O. P. (1908.) The fossil Turtles of North America, in: Carnegie Inst. Wash., publ. n. 75.

JAEKEL, O. (1916.) Die Wirbeltierfunde aus dem Keuper von Halberstadt II, in: Paläntolog. Zeitschrift. Bd. 2.

LYDEKKER, R. (1889.) On remains of eocene and mesozoic Chelonia and a tooth of (?) Ornithopsis, in: Quart. Jour. Geol. Soc. Vol. 45.

MAACK, G. A. (1869.) Die bis jetzt bekannten fossilen Schildkröten und die im oberen Jura bei Kelheim (Bayern) und Hannover neu aufgefundenen Arten derselben, in: Paleontographica Bd. 18.

MÜLLER, O. (1898.) Veränderungen der Respirationsorgane der Säugetiere etc., in: Jena. Zeitschrift. Natur-Wiss. Bd. 32.

NICK, L. (1912.) Das Kopfskelett von Dermochelys coriacea, L., in: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 33.
RABL, C. (1903.) Über einige Probleme der Morphologie, in: Verhandlungen Anat. Ges., XVII. Vers. Heidelberg, Ergänzungsheft Anat. Anz. Bd. 23.
RATHKE, H. (1848.) Über die Entwicklung der Schildkröten. Braunschweig.
RUETIMEYER, A. (1873.) Über den Bau von Schale und Schädel bei lebenden und fossilen Schildkröten, in: Verhandlung. naturf. Ges. Basel, Bd. VI.
SIEBENROCK, FR. (1897.) Das Kopfskelett der Schildkröten, in: Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien, Math. Nat. Klass. Bd. 106.
——. (1907.) Über einige zum Teil seltene Schildkröten aus Südchina, in: Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien Math. nat. Kl. Band 116.
——. (1909.) Synopsis der rezenten Schildkröten etc., in: Zool. Jahrb. Suppl. 10.
STRAUCH, A. (1891.) Bemerkungen über die Schildkrötensammlung im Zool. Museum der Kaiserl. Akademie d. Wiss. zu St. Petersburg, in: Mém. Acad. St. Petersbourg. Vol. 38.
TAYLOR. W. E. (1894.) The box Tortoises of North America, in: Proc. U. S. nat. Mus. Vol. 17.
VERSLUYS, I. (1919.) Über die Phylogenie der Schläfengruben und Jochbogen bei den Reptilien, in: Sitz.-Ber. der Heidelberg. Akad. Wiss., Math. naturw. kl. Abt. B.
WATSON, D. M. S. (1912.) The skeleton of Lystrosaurus, in: Rec. Albany Mus. vol. 2, part. 4.
WERNER, F. (1912.) Neubearbeitung von A. E. BREHM's Tierleben IV. Band.
WIELAND, G. R. (1910.) The Skull, Pelvis and Probable Relationships of the Hugh Turtles of the Genus Archelon from the Fort Pierre Cretaceous of South Dakota, in: Am. Journ. Sc. (4) Vol. IX.
WILLISTON, S. W. (1904.) The temporal arches in the Reptilia, in: Biolog. Bull. Vol. 7.

Gedruckt 3/4 *1924.*